

УДК 576.895.122.1 : 591.4

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПОВ МОРФОГЕНЕЗА ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ *PARADIPLOZOOON RUTILI* (MONOGENEA, DIPLOZOIDAE)

П. И. Герасев, И. А. Хотеновский

Впервые для диплозид рассмотрены некоторые особенности начальных этапов морфогенеза половой системы на примере *Paradiplozoon rutili*. У онкомирацидия выявлены герминативные клетки. У дипорп и сросшихся червей исследована закладка гонад и половых протоков. Отмечены некоторые общие для моногеней и специфические для диплозид черты морфогенеза половой системы.

До настоящего времени сведения о морфогенезе половой системы у диплозид в литературе отсутствовали.

Материалом для настоящей работы послужили 1327 тотальных и 194 гистологических препарата *Paradiplozoon rutili*, собранных в 1971 и 1972 гг. в Куршском заливе главным образом с жабр плотвы *Rutilus rutilus* L. Указанный вид паразита был представлен препаратами личинок, дипорп, молодых и взрослых червей.

Онкомирацидий исследовали только на срезах. В задней половине их тела обнаружены 4—6 крупных клеток, которые можно считать герминативными. Они резко отличаются размерами, достигающими 20 мкм, и плотностью окраски от соматических клеток. Размеры последних не превышают 15 мкм (в среднем 7 мкм). Цитоплазма герминативных клеток окрашивается равномерно и плотно. Ядро крупное, достигающее 12 мкм (у соматических клеток — 8 мкм), с хорошо выраженным ядрышком, вокруг которого на срезах заметно некоторое просветление ядерного содержимого. В центре ядрышка выделяется неокрашенный участок. Герминативные клетки расположены ближе к дорсальной поверхности тела личинки (рис. 1, 1). Только две железистые клетки, занимающие значительный объем переднего конца тела, крупнее герминативных, но хорошо отличаются от последних наличием секрета.

Описанные здесь впервые для моногеней герминативные клетки, очевидно, гомологичны таковым у трематод (Гинецинская, 1968). В дальнейшем, так же как у трематод (Добровольский, Мухамедов, 1983), у молодых дипорп следы этих клеток теряются. Не исключено, что часть их потомков идет на формирование половых желез. Однако считать какие-либо определенные клетки их производными крайне трудно. Возможно, что «пластические клетки» онкосфер цестод (Vogel, 1929; Wisnewski, 1930, и др.) также можно гомологизировать с герминативными клетками онкомирацидиев моногеней и мирацидиев трематод.

После оседания на жабрах рыб онкомирацидии диплозид сбрасывают ресничный покров и превращаются в дипорп, у которых по мере роста тела появляются клапаны II—IV пар (клапаны I пары закладываются еще при формировании личинки в яйце). На вентральной стороне тела формируется присоска, а на дорсальной за счет утолщения синцитиального слоя покровов образуется небольшой бугорок. В толще тела закладывается гермафродитный общий половой зачаток. В теле молодой дипорпы выделяются два типа клеток: очень круп-

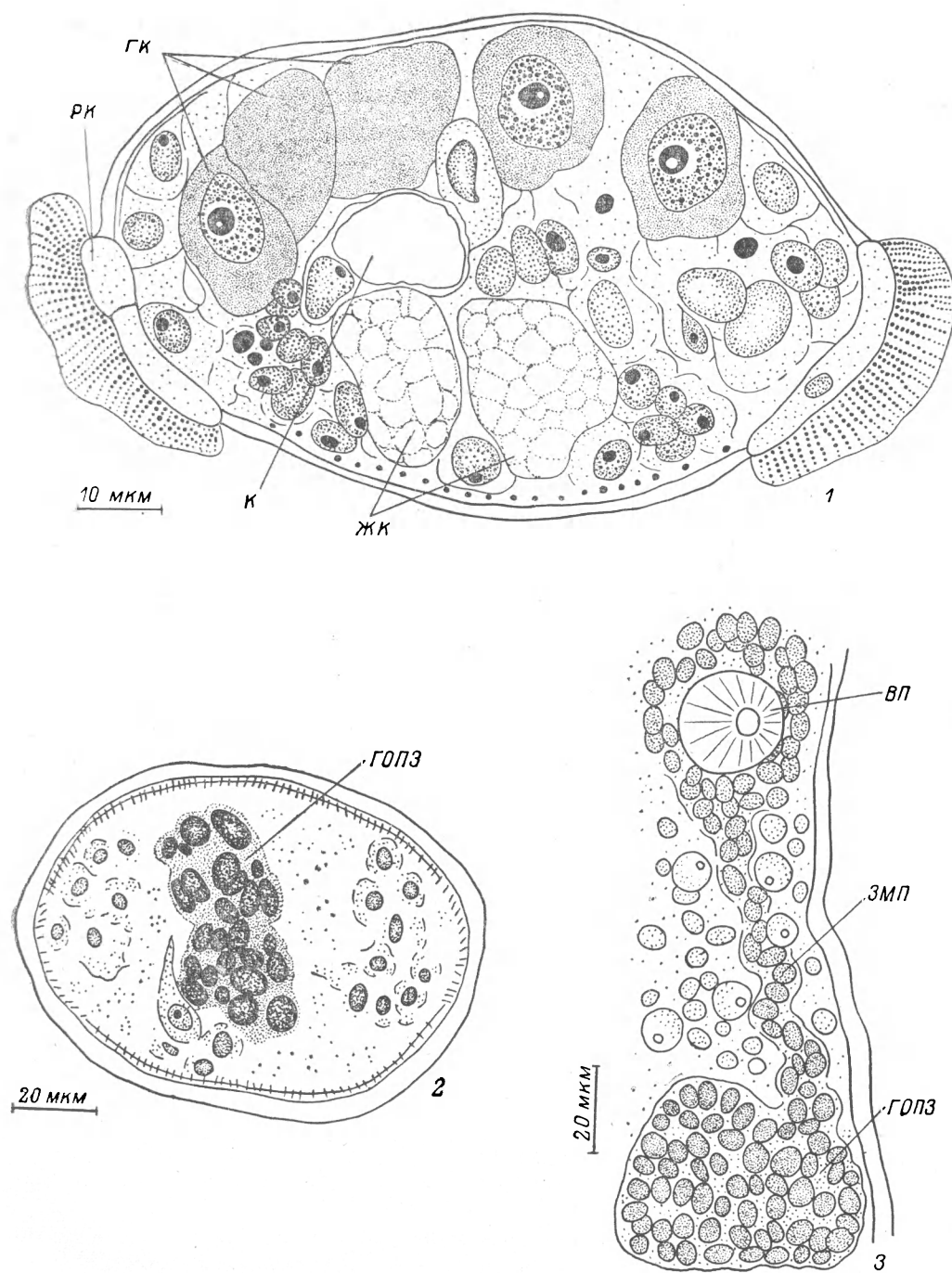


Рис. 1. Последовательные стадии развития половых зачатков у онкомирацидия и молодой дипоры.

1 — поперечный срез личинки *Paradiplozoon rutili*; 2 — поперечный срез дипоры с двумя парами клапанов в зоне гермафродитного общего полового зачатка; 3 — соотношение вентральной присосочки, первичного зачатка маточного протока и гермафродитного общего полового зачатка у дипоры с двумя парами клапанов (тотальный препарат). ВП — вентральная присосочка; ГК — герминативная клетка; ГОПЗ — гермафродитный общий половой зачаток; ЖК — железистая клетка; ЗМП — первичный зачаток маточного протока; К — кишка; РК — ресничная клетка.

ные (около 40 мкм) с ячеистой цитоплазмой и пузырьковидным ядром (около 10—15 мкм), имеющим ядрышко, и относительно мелкие клетки, которые лишь немного крупнее соматических клеток личинки. Оба типа клеток равномерно распределены по всему телу личинки. Закладку вентральной присоски и дорсального бугорка проследить не удалось.

У дипорпы с растущими или уже сформированными клапанами II пары, с хорошо выраженными присоской, дорсальным бугорком и мономорфными соматическими клетками образуется не дифференцированный на отделы гермафродитный общий половой зачаток, из которого в дальнейшем развивается большая часть мужской и женской половых систем. На срезах он заметен в центре тела дипорпы в виде группы плотно красящихся клеток с ядрами спермального типа и относительно небольшим количеством цитоплазмы (рис. 1, 2). Наличие этого зачатка отмечено также различными авторами (Нагибина, 1969; Frankland, 1955; Ramalingam, 1969; Remley, 1942) у моногеней *Pricea multae*, *Diclidophora denticulata*, *Cemocotyllelloides carangis*, *Microcotyle spinicirrus*. Он напоминает зачаток половой системы у личинок гермафродитного поколения трематод — церкарий.

На тотальных препаратах дипорп этой стадии развития нам удалось наблюдать наличие отходящего от общего полового зачатка по направлению к вентральной присоске тяжа плотно окрашенных клеток. Подобные клетки окружают и указанную присоску (рис. 1, 3). Мы рассматриваем этот тяж как первичный зачаток маточного протока. Аналогичная закладка указанного протока была выявлена Нагибиной (1969) и Рамалингамом (Ramalingam, 1969) у некоторых моногеней. Изучение одним из авторов настоящей работы препаратов моногеней *Pricea multae* показало, что у нее маточный проток закладывается как тяж плотно окрашенных клеток, идущий от полового зачатка к области полового атриума. В дальнейшем ко времени появления зачатка семенника упомянутый маточный проток у дипорп исчезает.

Наличие у дипорп первичного маточного протока, отходящего от общего полового зачатка к вентральной присоске и затем исчезающего по мере роста червя, является, по-видимому, очень древней анцестральной чертой, так как на этом этапе развития дипорп их половой зачаток еще не дифференцирован на мужскую и женскую железы. Необходимо также подчеркнуть, что положение упомянутого маточного протока у дипорп не соответствует таковому у сросшихся червей. Перезакладка его связана, по-видимому, с тем, что его начальное положение не обеспечивало бы выведения яиц наружу у сросшихся диплозоеид.

В дальнейшем у дипорп с двумя парами клапанов происходит разделение гермафродитного полового зачатка на две зоны клеток (рис. 2, 1—2), начинающееся впячиванием левого края оболочки вовнутрь клеточной массы. Клетки, лежащие в задней части полового зачатка (зачаток семенника), увеличиваются в размерах, ядра их просветляются и количество цитоплазмы увеличивается, тогда как передняя часть его содержит недифференцированные клетки с плотно красящимися ядрами. По мере появления клапанов II—IV пар у дипорп происходит увеличение размеров тела. Дифференциация половых желез у них обычно доходит только до разделения гермафродитного общего полового зачатка на зачаток семенника и общий половой зачаток (рис. 2, 2). Дальнейшего усложнения и развития половых желез у них не наблюдается.

По характеру закладки семенников моногеней и трематоды имеют много общего. У последних, по мнению ряда авторов (Гинецинская, 1968; Герасев, Добровольский, 1977), также имеется гермафродитный общий половой зачаток, от которого в процессе морфогенеза последовательно отделяются семенники.

У цестод клетки, из которых образуются семенники, рассеяны в паренхиме и прямой топологической связи с общим половым зачатком не имеют (Галкин, 1979).¹

Известно, что срастание дипорп происходит при захватывании вентральной присоской одной особи дорсального бугорка другой, и наоборот. Иногда могут срастаться дипорпы разного возраста. При этом развитие половых желез у них находится на различном уровне и отдельные этапы их дальнейшей дифференциации могут не совпадать.

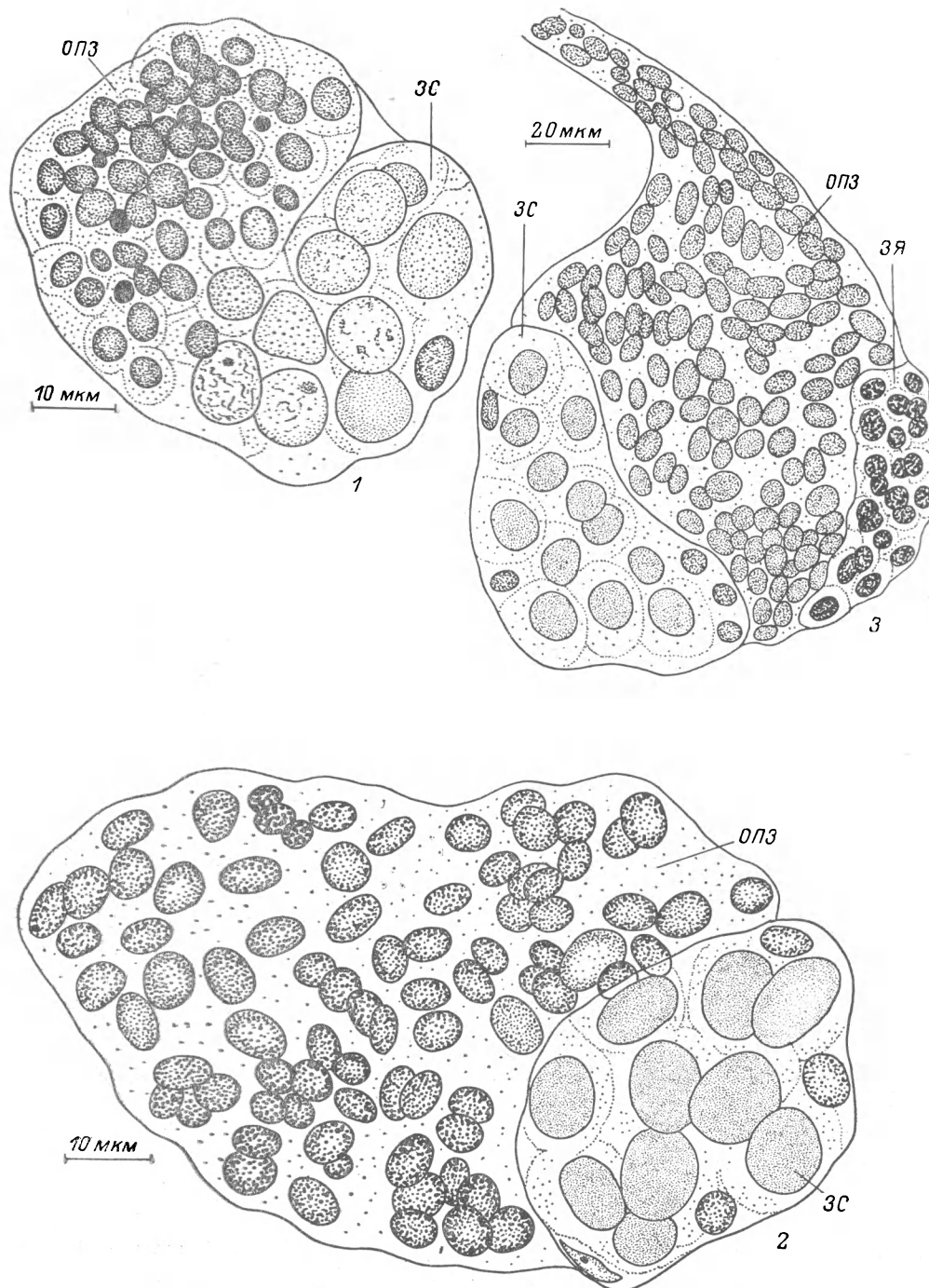


Рис. 2. Последовательные стадии развития половых зачатков у дипоры и только что сросшихся спайников.

1 — гермафродитный общий половой зачаток, подразделяющийся на зачаток семенника и общий половой зачаток у дипоры с двумя парами клапанов; 2 — зачаток семенника и общий половой зачаток у дипоры с тремя парами клапанов; 3 — зачатки половых желёз у только что сросшихся червей. ЗС — зачаток семенника; ЗЯ — зачаток яичника; ОПЗ — общий половой зачаток.

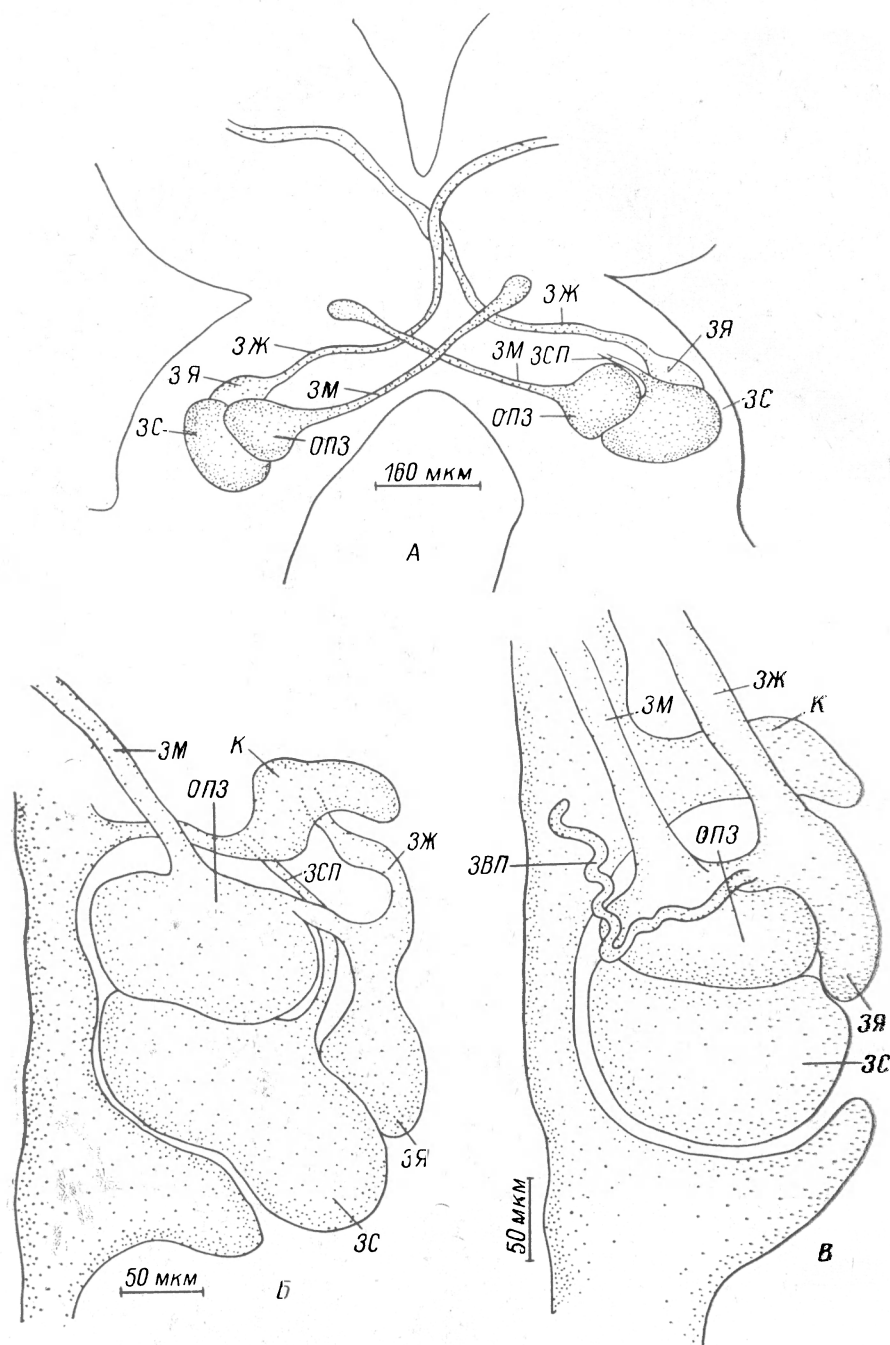


Рис. 3. А—В. Последовательные этапы усложнения зачатков половых желез у сросшихся червей.

3Ж — зачаток желточного протока; 3М — вторичный зачаток маточного протока; 3СП — зачаток семяпровода; 3ВП — зачаток вагиноподобного протока. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1, 2.

У только что сросшихся дипорп (рис. 2, 3) довольно быстро из общего полового зачатка выделяется зачаток яичника и формируется мощный тяж клеток — вторичный зачаток маточного протока, который в дальнейшем дифференцируется в маточный проток.

У сросшихся червей на стадии развития половых желез, изображенной на рис. 2, 3, в передней части тела в виде однорядного тяжа клеток закладывается желточный проток. В дальнейшем он утолщается, превращаясь в многорядный, и к боковым сторонам тела от него начинают отходить зачатки собирательных желточных каналов. В месте образования будущего анастомоза между желточными протоками двух особей указанные каналы несколько расширены.

На этом же этапе, по-видимому за счет клеток семенника, начинается формироваться семяпровод. У зрелых червей семенник становится лопастным. Деления сперматогенеза идут у него от краев этих лопастей к их середине. Разделение семенника у *P. rutili* на несколько сообщающихся участков, в каждом из которых сперматогенез идет независимо, является, вероятно, начальным этапом деления его на несколько семенников, что отмечено для родов *Sindiplozoon* и *Inustiatius*. По мнению Быховского (1957), подобное увеличение числа семенников имеет место и у полистомид.

В ходе дальнейшего развития диплозоид их желточные протоки подходят к зачаткам яичника и соединяются с ними (рис. 3, А). В этот период клетки, образующие яичник, увеличиваются в числе, а граница между последним и остатком полового зачатка становится менее заметной и затем с помощью клеточного тяжа происходит их слияние (рис. 3, Б). На следующем этапе тяж становится более мощным (рис. 3, В). Указанное слияние формирующегося яичника с остатком общего полового зачатка не вызывает сомнений, так как яичник является его производным.

В последующем часть клеток, составляющих зачаток яичника и расположенных в месте его соединения с зачатком желточного канала, почти одновременно резко увеличивается в размерах и превращается в оогонии. Небольшая оставшаяся часть клеток идет на формирование конечного отдела желточного протока. У растущего яичника оогонии различаются по размерам, и он приобретает Л-образную форму (рис. 4). Рост яичника происходит за счет двух различных процессов — часть оогониев увеличивается в размерах, а другая их часть за счет деления и измельчения увеличивается в числе.

Последним из остатка общего полового зачатка формируется сильно извитой участок семяпринимающего канала, направленного одним концом к месту слияния червей (рис. 3, В), где он в дальнейшем соединяется с семяпроводом другой особи. Противоположный конец семяпринимающего канала подходит к желточному протоку и сливается с ним.

Границы соединения семяпринимающего канала одной особи с семяпроводом другой установить не удалось. Эти два протока не различаются ни морфологически, ни гистологически, что подтверждается также данными Штербы (Sterba, 1957). У зрелых червей извитая часть семяпринимающего протока становится несколько шире семяпровода и заполнена спермой. По-видимому, она выполняет функции семяприемника. Пути формирования семяпроводных протоков у диплозоид представляют особый интерес. Как уже отмечалось, семяпровод у них закладывается как производное семенника, а семяпринимающий проток — из общего полового зачатка. Такая закладка последнего напоминает образование вагины из общего полового зачатка у цестод (Галкин, 1979). Впадение его у диплозоид в желточный проток, что характерно для вагин у высших моно-

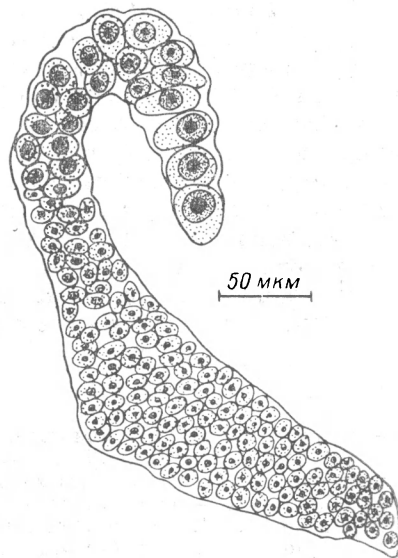


Рис. 4. Яичник молодой диплозоиды.

гений, также указывает на его вагинальную природу. С другой стороны, закладка семяпринимающего протока в виде спирально закрученного канала, а также отсутствие у него морфогистологических отличий от семяпровода и выполнение этим протоком функции резервуара семени только у половозрелых червей заставляет нас относиться с осторожностью к гомологизации типичной вагины у высших моногений с данным протоком у диплозид. Поэтому мы обозначаем его нейтральным термином — вагиноподобный проток.

Может возникнуть вопрос, не является ли дорсальный бугорок зачатком вагины? Как известно, последний расположен у дипорп в задней трети тела, тогда как вагинальные протоки у высших моногений открываются по бокам тела на уровне полового отверстия или медиодорсально — в передней трети тела. Кроме того, по своей морфологии бугорок представляет уплотнение эпителиальной пластинки покровов, пронизанное протоками железистых клеток и ни коим образом не напоминает закладывающуюся вагину. Это также заставляет нас считать семяпринимающий проток новообразованием. Следует также иметь в виду, что вагиноподобный проток формируется из остатков общего полового зачатка в последнюю очередь, уже после сращения червей. Дорсальный бугорок к этому времени полностью редуцируется, а образующая его эпителиальная пластинка покровов полностью лизируется, что происходит, по видимому, за счет секрета подстилающих его железистых клеток.

Развитие семенника, яичника и большинства половых протоков из одного зачатка, вероятно, является общей чертой для большинства моногений. С другой стороны, наличие вентральной присоски, дорсального бугорка, перезакладка маточного протока — специфические черты диплозид, возникшие в связи с особенностями их существования, а именно в связи со срастанием червей.

Литература

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957, 509 с.
- Галкин А. К. Морфогенез половой системы *Passerilepis crenata* (Cestodoidea: Hymenolepididae). — Паразитология, 1970, т. 12, вып. 4, с. 611—619.
- Герасев П. И., Добровольский А. А. Развитие гермафродитного поколения *Astiotrema trituri* (Trematoda, Plagiorchiidae). — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1977, т. 27, с. 89—111.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. М.—Л., Наука, 1968, 411 с.
- Добровольский А. А., Мухамедов Г. К. Развитие трематод. — Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 1983, т. 82, вып. 4, с. 82—98.
- Нагибина Л. Ф. Морфология и развитие *Pricea multae* Chauhan (Monogeneoidea). — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1969, т. 24, с. 197—208.
- Frankland H. M. T. The life history and bionomics of *Diclidophora denticulata* (Trematoda: Monogenea). — Parasitology, 1955, vol. 45, p. 343—351.
- Ramalingam K. Morphological description of *Cemocotylelloides* gen. n. (Monogenea: Cemocotylidae), its life history and bionomics. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1969, т. 24, с. 220—242.
- Remley L. M. Morphology and life history studies of *Microcotyle spinicirrus*, a monogenetic trematode from the gills of *Aplodinotus grunniens*. — Trans. Amer. Micr. Soc., 1942, vol. 61, p. 141—151.
- Sterba G. Zur Morphologie und Biologie der Gattung *Diplozoon*. — Zool. Anz., 1957, Bd 158, H. 9—10, S. 181—232.
- Vogel H. Studien zur Entwicklung von *Diphyllbothrium*. — Ztschr. Parasitenk., 1929, Bd 2, S. 213—222, 629—644.
- Wisniewski L. Das Genus *Arhigetes* Leuck. Eine Studie zur Anatomie, Histogenese, Systematik und Biologie. — Mem. Acad. Polon., 1930, Bd 2, 160 S.

ЗИН АН СССР,
Ленинград

Поступило 3 VIII 1984

SOME PECULIARITIES OF INITIAL STAGES
OF MORPHOGENESIS OF THE REPRODUCTIVE SYSTEM
OF PARADIPLOZOOM RUTILI (DIPLOZOIDAE, MONOGENEA)

P. I. Gerasev, I. A. Khotenovsky

S U M M A R Y

Oncomiracidium of diplozoids has several large germinative cells which are homologous to those in miracidia of trematodes and oncospheres of cestodes. In diplozoid larva settled on the gills the trace of these cells is lost. Young diporpa has a ventral sucker, dorsal tubercle and hermaphroditic common genital anlage from which the anlage of uterine canal goes to the above sucker. Later on it disappears and anlage of testicle forms from the common genital anlage. In concreted diporps at the stage of separation from the genital anlage of ovary the uterine duct is formed anew. Vitelline duct and vitelline follicles are laid in the anterior part of the body independently of the common genital anlage. Spermathecal vaginalike duct is the latest anlage in the species in question.
